

四翅滨藜和多枝怪柳对土壤干旱的响应差异

胡焕琼^{1,2}, 李利³, 于军^{2,4}, 梁海连^{1,2}, 吕瑞恒^{2,4}

(1. 塔里木大学生命科学与技术学院, 新疆 阿拉尔 843300; 2. 新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护利用重点实验室, 新疆 阿拉尔 843300; 3. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆 乌鲁木齐 830011; 4. 塔里木大学园艺与林学院, 新疆 阿拉尔 843300)

摘要: 在干旱区防护林建设中, 选择抗逆性和适应力强的植物树种是关键。通过模拟不同干旱梯度的盆栽控水试验来比较塔里木盆地引种植物四翅滨藜和乡土植物多枝怪柳对干旱胁迫生态适应性差异。结果表明: (1) 随着干旱程度增加, 四翅滨藜和多枝怪柳叶片含水量均逐渐降低, 保水力、脯氨酸含量、相对电导率逐渐增大。四翅滨藜和多枝怪柳的可溶性糖含量、丙二醛含量分别在轻度、重度干旱下达最大值, 多枝怪柳的增幅更大。(2) 四翅滨藜和多枝怪柳 POD 活性逐渐增大, 重度干旱下, 多枝怪柳较对照增加的百分比约为四翅滨藜的 3 倍; 在中度干旱下 SOD 活性最大, 多枝怪柳较对照增加的百分比约为四翅滨藜的 5 倍。多枝怪柳 2 种酶活性变化均大于四翅滨藜。(3) 四翅滨藜和多枝怪柳叶绿素含量均为: 轻度干旱>对照>中度干旱>重度干旱, 多枝怪柳的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间二氧化碳浓度均逐渐降低, 轻度干旱对四翅滨藜叶绿素和光合能力有略微促进作用。(4) 相关性和主成分分析结果显示, 干旱胁迫下多枝怪柳各性状间的联系更紧密, 四翅滨藜不易改变性状和性状之间的联系, 相对保守。四翅滨藜受到干旱胁迫的影响较小, 其干旱适应性略强于多枝怪柳。

关键词: 四翅滨藜; 多枝怪柳; 生理特征; 干旱适应性

我国西北干旱区是典型的生态脆弱区, 植被稀少、环境恶劣, 风沙频发水土流失严重。种植耐旱性强、生长稳定的物种是水土保持与防风固沙最为经济有效的措施。了解植物对胁迫的适应能力, 对比并选择出适应性强的植物种, 是实现这一目标的关键。干旱胁迫是一种常见的非生物胁迫, 植物在干旱胁迫环境下生存并生长, 不仅取决于植物体本身的结构特性, 还取决于植物体对干旱胁迫的耐受力及其对生长环境的适应性^[1]。严重的干旱胁迫导致植物的光合作用减弱、气孔关闭^[2], 抑制植物的生长, 并诱导一系列应激反应^[3]。在干旱胁迫下植物细胞生成活性氧(ROS), 高水平的 ROS 导致植物细胞膜结构损伤及其对细胞代谢产生影响^[4], 植物具有高效的酶(如超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶谷胱甘肽还原酶等)和非酶(类胡萝卜素、抗坏血酸、谷胱甘肽等)抗氧化系统清除高水平 ROS^[5-6], 因此, 干旱胁迫能诱导植物体产生各种抗氧化酶。

此外, 干旱胁迫下可引发植物脂质过氧化产生丙二醛, 损伤膜系统^[7]。而一系列渗透调节物质(脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等)^[3,8]含量增加以此调节渗透平衡来适应干旱环境。因此, 在干旱胁迫下, 植物通过使蒸腾速率降低、气孔关闭、水分利用效率提高、渗透调节物质累积以及酶活性提高等方式适应干旱胁迫, 这些特征的变化往往是为了维持植物内环境稳定性, 可直接表现出植物对干旱胁迫的适应能力。

四翅滨藜(*Atriplex canescens*), 为苋科滨藜属植物, 在干旱和半干旱区广泛分布, 可以防风固沙, 改良盐碱地, 修复重金属污染, 是用于生态修复和水土保持的良好灌木^[9-10], 且其叶片含有丰富的粗蛋白和多种营养物质, 是一种优良的饲草资源^[11]。当前四翅滨藜引种到塔里木盆地广泛种植, 在风沙前沿区生长良好。多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)广泛分布于塔里木盆地河岸以及沙丘间, 耐高温、寒冷、

收稿日期: 2023-05-15; 修订日期: 2023-07-12

基金项目: 新疆生产建设兵团重大科技项目(2021AB022); 艾西曼荒漠化治理植物选择及适应性研究项目(1123017)

作者简介: 胡焕琼(1997-), 女, 硕士研究生, 主要从事荒漠生态系统结构与功能研究。E-mail: 530536195@qq.com

通讯作者: 吕瑞恒。E-mail: lvhr514723@126.com

盐碱和极端干旱能力强,是塔里木盆地的乡土树种,在荒漠生态系统中发挥着重要作用^[12]。2种灌木具有较强适应性且有较高经济价值,适应于风沙前沿区的自然条件,有望成为西北干旱沙漠区植被恢复和农牧业发展的优良材料。但是,作为引种植物四翅滨藜对当地条件的适应特性,及其与乡土树种多枝怪柳在适应特性上的差异还不清楚。

本研究对多枝怪柳和四翅滨藜在干旱胁迫下的水分生理、光合作用、渗透调节、氧化防御的响应进行综合分析,比较两者对土壤干旱的适应差异,为干旱区防护林建设、饲草资源开发提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在南疆阿克苏地区塔里木大学园艺实验站(81°27'E, 40°54'N),属于暖温带大陆性干旱荒漠气候,极端最低温-28℃,最高温40℃,年均太阳辐射133.7~146.3 Kcal·cm⁻²,年均日照时数2556.3~2991.8 h,雨量稀少,年均降水量40.1~82.5 mm,年均蒸发量1876.6~2558.9 mm,试验处理期间月平均最高温27℃,月平均最低温15℃,土壤以荒漠沙土为主^[13-14]。

1.2 试验设计

1.2.1 试验材料 2021年3月选取健康饱满去翅的四翅滨藜种子用60℃温水浸泡,每4 h换1次清水进行催芽处理,有一半种子“露白”时播种到土壤中,进行管护保证幼苗正常生长,2 a生多枝怪柳幼苗采自阿拉尔市十一团河岸旁(81°71'E, 40°47'N)。

1.2.2 处理方法 2022年7月选取长势一致的幼苗移栽于花盆中,每盆一株,每种移栽40盆,盆栽土选取荒漠河岸沙土,每盆3 kg,环刀法测土壤田间持水量为24.2%,土壤容重1.51 g·cm⁻³,全氮含量0.12 g·kg⁻¹,全碳16.14 g·kg⁻¹,全磷含量0.31 g·kg⁻¹,全钾含量11.91 g·kg⁻¹,移栽完成后进行相同适宜的水肥管理。8月初开始,结合我国农业土壤干旱等级标准(GB/T 32136-2015),含水量在12%~15%之间为轻旱,8%左右为中旱,5%以下为重旱,根据土壤田间持水量实测值以无水分胁迫作为对照(CK),同时,设置轻度(W₁)、中度(W₂)和重度(W₃)干旱处理,每个处理8盆(表1);在处理前2 d对所有盆栽均充分浇

表1 土壤水分梯度设置

Tab. 1 Soil moisture gradient setting

水分处理	田间持水量/%	土壤含水量/%
CK(对照)	70~80	17~19
W ₁ (轻度干旱)	50~60	12~14
W ₂ (中度干旱)	30~40	7~10
W ₃ (重度干旱)	10~20	4~5

水,每天测定土壤含水量直至达到设定梯度时,通过每天称重浇水控制土壤含水量。处理30 d后(9月5日),在10:00—11:00选取同一方向和高度成熟健康的3片叶(同化枝)测定光合参数,叶面积小于叶室面积的叶片放在自封袋带回实验室用扫描仪扫描,利用Image J软件计算实际叶面积后,重新输入光合仪进行计算。同期选取无病虫害的成熟叶片(形态学上端往下数第3~5片叶),放于有编号的自封袋中用冰盒运回实验室,选取5个新鲜叶片测定叶片相对含水量和保水力,剩余叶片用液氮速冻后放入-80℃冰箱中保存用于测定相关生理生化指标。

1.2.3 指标测定及方法 用LI-6400XT红蓝光源,将光强设置为1500 μmol·m⁻²·s⁻¹,温度设置为35℃,空气流速设置为500 μmol·s⁻¹,用缓冲瓶控制参比室CO₂浓度与外界环境一致,在晴朗天气9:00—11:00测定净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs),计算水分利用效率(WUE)=Pn/Tr,愈创木酚法、氮蓝四唑比色法分别测定过氧化物酶(POD)活性和超氧化物歧化酶(SOD)活性,相对电导率采用电导仪法,光合色素(叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素、类胡萝卜素)采用95%乙醇浸泡提取法^[15],蒽酮比色法测定可溶性糖(SS)含量,酸性茚三酮显色法测定脯氨酸含量(PRO),硫代巴比妥酸法测定丙二醛含量(MDA),叶片相对含水量(RWC)用浸泡烘干法^[16],保水力用离体悬挂风干(24 h)称重法^[17]。

1.2.4 数据分析 采用SPSS 26.0对实验数据用ANOVA进行分析,采用Duncan法进行多重比较(P<0.05),Microsoft Excel 2019整理数据,Origin 2022作图,图表中数据均为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 土壤干旱对叶片含水量及渗透调节物质的影响

随着土壤干旱程度增加,2种灌木叶片相对含

水量持续降低。轻度、中度、重度干旱处理下四翅滨藜叶片相对含水量较对照分别降低了6.15%、7.60%、14.41%，多枝桤柳叶片相对含水量分别降低了2.59%、5.46%、9.67%，四翅滨藜降低幅度大于多枝桤柳。保水力与相对含水量相反，与对照相比四翅滨藜叶片保水力分别增大了21.14%、51.81%、52.94%，多枝桤柳叶片保水力分别增大了32.70%、45.67%、68.06%，多枝桤柳叶片保水力增幅更大(表2)。

表2 土壤干旱胁迫对2种灌木叶片相对含水量和保水力的影响

Tab. 2 Effects of soil drought stress on relative water content and water retaining capacity in leaves of two shrubs

物种	土壤水分梯度	相对含水量/%	保水力/%
四翅滨藜	CK	88.19±1.19a	39.59±2.63c
	W ₁	82.77±0.98b	47.96±3.10b
	W ₂	81.49±1.10b	60.10±2.65a
	W ₃	75.48±0.26c	60.55±0.58a
多枝桤柳	CK	80.74±0.0.38a	21.04±1.74a
	W ₁	78.65±1.00b	27.92±0.80b
	W ₂	76.33±1.07c	30.65±1.47b
	W ₃	72.93±1.58d	35.36±1.96a

注:CK、W₁、W₂和W₃分别表示无土壤水分胁迫(对照)、轻度、中度和重度土壤干旱胁迫。不同小写字母表示不同干旱梯度差异性显著($P<0.05$)。下同。

随着土壤干旱程度升高,2种灌木的脯氨酸含量均逐渐升高,与对照有显著性差异($P<0.05$)。重度干旱胁迫下,四翅滨藜和多枝桤柳的脯氨酸含量均增加到最高,分别较对照升高了42.32%、21.88%,四翅滨藜升高的幅度较多枝桤柳大(图1a)。

随着土壤干旱程度增大,多枝桤柳叶片可溶性

糖(SS)含量呈先增大后减小的趋势。四翅滨藜在轻度干旱胁迫下有最大值,较对照升高了62.19%,多枝桤柳在中度干旱胁迫下达最大值,较对照升高了84.55%,多枝桤柳的增加幅度更大(图1b)。

2.2 土壤干旱对叶片相对电导率及酶活性的影响

随着土壤干旱程度增大,2种灌木叶片的相对电导率均呈增大的趋势,较对照有显著差异($P<0.05$)。土壤干旱处理引起四翅滨藜叶片相对电导率增加,但各干旱处理之间无显著影响($P>0.05$),而多枝桤柳叶片相对电导率在重度干旱处理下显著高于其余干旱处理,较对照增大了41.31%。在重度干旱处理下,多枝桤柳丙二醛含量达最大值,较对照增加了154.99%,四翅滨藜丙二醛含量在轻度干旱下达最大值,较对照增加了16.50%(表3)。

随着土壤干旱程度增大,2种灌木的超氧化物歧化酶(SOD)活性呈先增大后减小的趋势,而过氧化物酶(POD)呈逐渐增大的趋势。中度土壤干旱促进2种灌木的SOD活性增加,较对照相比四翅滨藜和多枝桤柳分别升高了29.17%、163.56%,多枝桤柳累积更为明显。土壤干旱增加了四翅滨藜和多枝桤柳的POD活性,在轻度、中度和重度干旱处理下,四翅滨藜分别较对照增加了2.65%、37.35%、51.83%,多枝桤柳分别增大了76.70%、98.69%、158.43%,多枝桤柳的增幅更大(表3)。

2.3 土壤干旱对光合色素的影响

在轻度干旱条件下,四翅滨藜叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素含量较对照相比分别增加了75.21%、72.04%、74.42%,多枝桤柳增加了6.74%、10.05%、7.48%,均显著增加但四翅滨藜增幅更大。在中度和重度干旱条件下四翅滨藜叶绿素a、叶绿素b、总

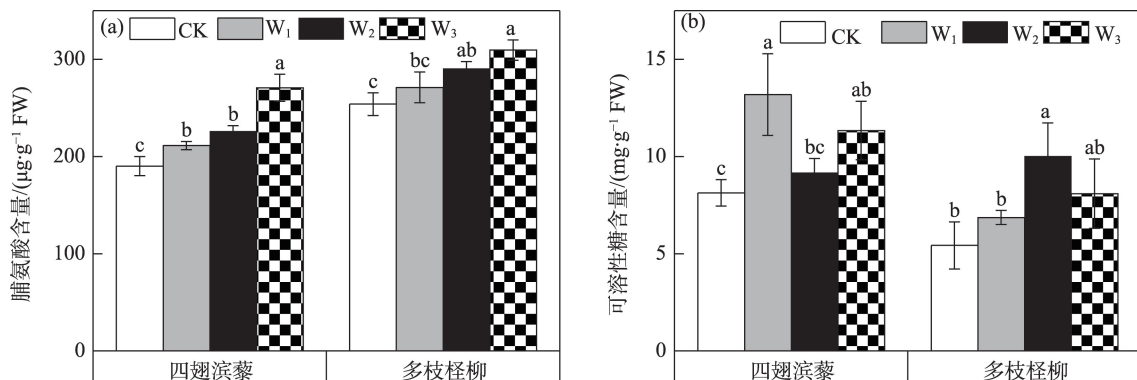


图1 土壤干旱胁迫对2种灌木脯氨酸(a)和可溶性糖(b)含量的影响

Fig. 1 Effects of soil drought stress on proline content (a) and soluble sugar content (b) in leaves of two shrubs

表3 不同土壤干旱胁迫对2种灌木相对电导率与酶活性影响

Tab. 3 Effects of different soil drought stress on relative conductivity and enzyme activity of two shrubs

物种	土壤水分梯度	相对电导率/%	丙二醛含量/(nmol·g ⁻¹ FW)	SOD 活性/(U·g ⁻¹ FW)	POD 活性/(U·g ⁻¹ FW)
四翅滨藜	CK	28.77±2.32b	10.65±1.06b	453.89±25.07b	2778.88±394.59b
	W ₁	35.63±3.95a	12.41±1.36a	506.67±26.01b	2852.65±252.10b
	W ₂	37.26±3.74a	12.39±0.07a	586.30±21.97a	3816.76±790.90ab
	W ₃	39.24±3.41a	10.08±0.09ab	383.14±41.63c	4219.25±551.46a
多枝桤柳	CK	26.75±0.49c	5.56±0.01c	321.74±20.69b	8.90±1.93c
	W ₁	32.32±3.38b	7.53±0.05b	783.42±98.13a	15.73±1.88b
	W ₂	35.09±2.60b	7.31±0.56b	847.98±36.66a	17.68±2.22ab
	W ₃	37.80±1.42a	14.18±1.33a	309.45±45.72b	23.00±4.84a

叶绿素、类胡萝卜素含量较对照相比无显著差异，多枝桤柳较对照相比呈显著降低(图2)。

2.4 土壤干旱对光合参数的影响

如表4所示,随着干旱程度增加,2种植物的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率呈现下降的趋势,而2种植物下降的趋势不同,轻度干旱显著促进了四翅滨藜净光合速率、气孔导度和蒸腾速率的增加,但对水分利用效率没有显著影响。

对净光合速率,四翅滨藜光合速率在轻度干旱下达最大值,较对照升高了8.20%,在中度和重度干

旱下多枝桤柳较对照分别降低了55.15%、65.24%,而四翅滨藜较对照分别降低了19.66%、45.69%,多枝桤柳较四翅滨藜降低幅度更大。

2种植物的蒸腾速率在中度和重度干旱下均有显著降低,多枝桤柳较对照降低了37.70%、42.67%,而四翅滨藜则降低了9.59%、45.15%,多枝桤柳降低的幅度较四翅滨藜更大。

四翅滨藜水分利用效率中度干旱条件下降低了11.20%,而多枝桤柳降低了28.08%,多枝桤柳较四翅滨藜降低幅度更为明显。而气孔导度,2种植

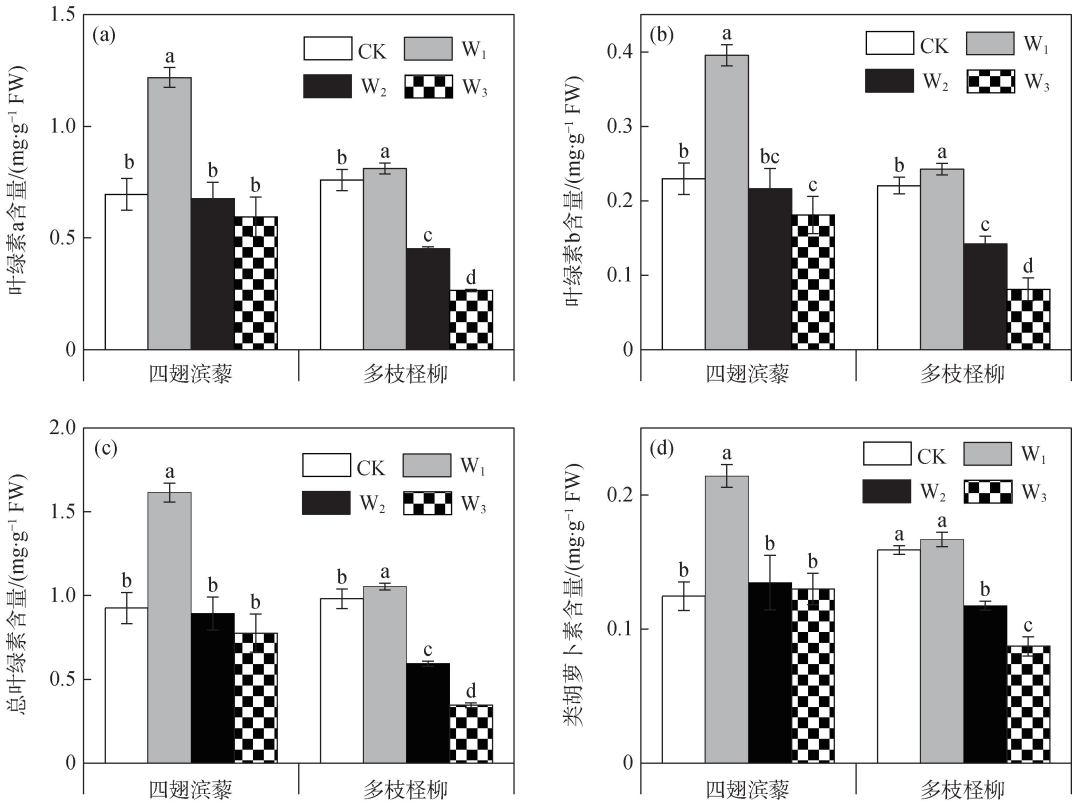


图2 土壤干旱胁迫对2种灌木叶片光合色素的影响

Fig. 2 Effects of soil drought stress on photosynthetic pigments in leaves of two shrubs

表4 不同土壤干旱胁迫对2种灌木光合参数的影响

Tab. 4 Effects of different soil srought stress on photosynthetic parameters of two shrubs

树种	土壤水分梯度	净光合速率 $/(μmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	气孔导度 $/(mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	蒸腾速率 $/(mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	水分利用效率 $/(μmol CO_2 \cdot mmol^{-1} H_2O)$
四翅滨藜	CK	17.37±0.93b	0.10±0.01b	2.61±0.12b	6.66±0.42a
	W ₁	18.80±0.43a	0.13±0.01a	2.77±0.02a	6.79±0.17a
	W ₂	13.96±0.12c	0.07±0.02c	2.36±0.04c	5.91±0.14b
	W ₃	9.43±0.23d	0.05±0.01c	1.43±0.04d	6.56±0.12a
多枝怪柳	CK	22.03±0.31a	0.16±0.01a	3.25±0.15a	6.80±0.36a
	W ₁	15.77±0.64b	0.12±0.00b	2.40±0.03b	6.57±0.20a
	W ₂	9.88±0.33c	0.10±0.00c	2.02±0.03c	4.89±0.23b
	W ₃	7.66±0.17d	0.10±0.00c	1.86±0.06d	4.12±0.23c

物在中、重度干旱胁迫下均没有显著差异。

2.5 相关性分析与主成分分析

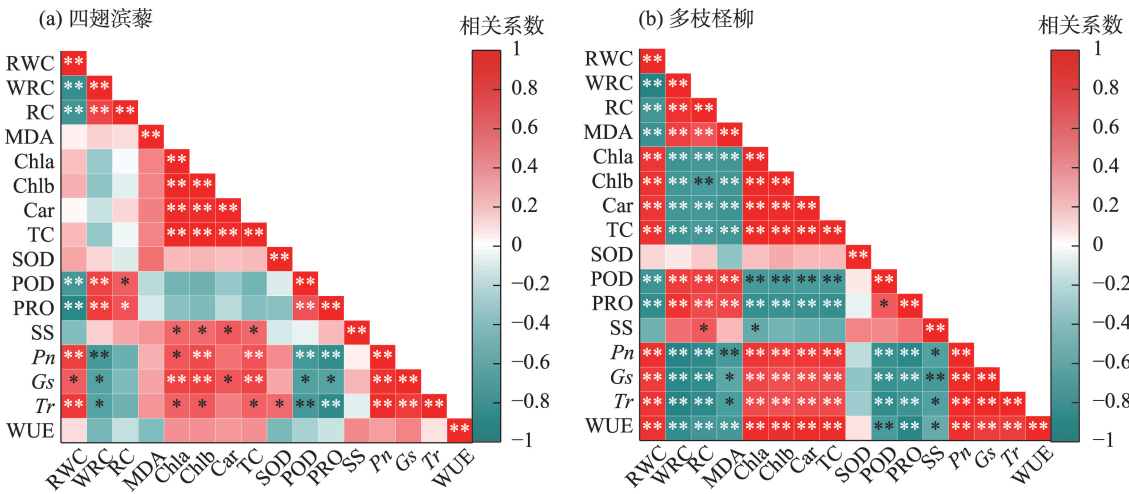
四翅滨藜叶片含水量、色素含量与光合参数呈显著正相关,保水力、POD活性、脯氨酸含量呈显著负相关。多枝怪柳除SOD活性、可溶性糖含量外的性状间均有显著性差异,保水力、相对电导率、丙二醛含量、POD活性、脯氨酸含量、可溶性糖含量与光合参数呈显著负相关,相对含水量、光合色素含量与光合参数呈显著正相关(图3)。

本研究对多枝怪柳和四翅滨藜的16个性状值进行主成分分析,将累积方差贡献率大于80%且特征值大于1作为判别条件。结果表明,四翅滨藜前3个主成分累积贡献率为89.81%,主成分一占52.08%,主要由叶片含水量、叶绿素含量及光合参

数组成。主成分二占23.69%,主要由类胡萝卜素和可溶性糖含量组成。主成分三占14.03%,主要由SOD活性、丙二醛含量、水分利用效率组成。多枝怪柳PCA结果与四翅滨藜有明显差异,前2个主成分累积贡献率为89.49%。主成分一占76.62%,主成分二占12.87%,主成分一较好的概括了除SOD活性外其余指标的信息(表5)。

3 讨论与结论

大量研究发现,在干旱环境中植物叶片会失水,导致叶片含水量降低,同时植物能通过提高细胞的保水能力,提高渗透调节物质含量,降低气孔导度等策略防止植物过度脱水,维持正常的生长代谢^[6, 18-19]。本研究结果表明,随着干旱胁迫加剧,四



注:RWC为相对含水量;WRC为保水力;RC为相对电导率;MDA为丙二醛含量;Chla为叶绿素a含量;Chlb为叶绿素b含量;Car为类胡萝卜素含量;TC为总叶绿素含量;SOD为超氧化物歧化酶活性;POD为过氧化物酶活性;PRO为脯氨酸含量;SS为可溶性糖含量;Pn为光合速率;Gs为气孔导度;Tr为蒸腾速率;WUE为水分利用效率;*表示P<0.05水平显著;**表示P<0.01水平显著。下同。

图3 四翅滨藜和多枝怪柳性状之间的相关性分析

Fig. 3 Correlation analysis between the traits of four winged *A. canescens* and *T. ramosissima*

表5 四翅滨藜和多枝桤柳性状之间的主成分分析

Tab. 5 Principal component analysis between the traits of *A. canescens* and *T. ramosissima*

主成分 指标	四翅滨藜			多枝桤柳	
	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2
RWC	0.734	-0.66	0.092	0.955	0.062
WRC	-0.72	0.522	0.396	-0.943	0.096
RC	-0.52	0.692	0.103	-0.882	0.227
MDA	0.369	0.419	0.676	-0.830	-0.379
Chla	0.826	0.54	-0.039	0.938	0.241
Chlb	0.863	0.488	-0.046	0.916	0.320
Car	0.692	0.695	0.017	0.935	0.239
TC	0.837	0.528	-0.036	0.937	0.254
SOD	0.352	-0.026	0.838	-0.007	0.980
POD	-0.798	0.29	0.12	-0.863	0.052
PRO	-0.798	0.51	-0.091	-0.907	-0.057
SS	0.241	0.824	-0.242	-0.651	0.527
<i>P_n</i>	0.966	-0.175	0.048	0.979	-0.174
<i>G_s</i>	0.94	0.051	-0.089	0.883	-0.425
<i>T_r</i>	0.918	-0.235	0.287	0.926	-0.316
WUE	0.383	0.16	-0.855	0.964	0.121
特征值	8.333	3.791	2.245	12.259	2.059
贡献率/%	52.080	23.694	14.033	76.619	12.869
累积贡献率/%	52.080	75.774	89.807	76.619	89.488
权重	0.580	0.264	0.156	0.856	0.144

翅滨藜和多枝桤柳的叶片相对含水量呈线性下降,保水力逐渐增强,四翅滨藜相对含水量降幅更大,在重度干旱下多枝桤柳保水力增幅更大,是由于多枝桤柳长期适应干旱环境,叶片厚度增加,与提高储水力有关^[20]。在干旱胁迫下,植物会通过渗透调节物质的积累以降低渗透势,脯氨酸和可溶性糖作为重要的渗透调节物质,能够增加细胞内渗透压,具有防止细胞脱水的作用。脯氨酸是水溶性最大的氨基酸,对植物无毒害作用,并且参与叶绿素的合成,是一种有效的有机渗透调节物质,植物受到干旱胁迫时脯氨酸增加有助于植物组织持水,防止脱水,增强植物的抗旱能力^[21-22]。可溶性糖含量也是一种重要的渗透调节物质,可溶性糖在水分限制下可降低渗透势,增强植物水分吸收^[23]。本研究表明,2种灌木在不同干旱处理下的可溶性糖含量均高于对照,脯氨酸含量均显著高于对照,这与前人研究干旱胁迫下桤柳、四翅滨藜、白栎(*Quercus fabri*)脯氨酸和可溶性糖含量升高一致^[2,8,24]。四翅滨藜脯氨酸含量增幅较大,在干旱胁迫下的渗透调节发挥着关键作用。

干旱胁迫下植物体内活性氧和过氧化物水平升高,致使膜脂过氧化作用,降低细胞完整性,电解质外渗,生成大量终产物丙二醛,对细胞产生毒害作用^[4,7]。在当前的研究中,干旱处理下丙二醛和相对电导率含量均高于对照,但在重度干旱处理下多枝桤柳响应更加明显,说明多枝桤柳膜脂过氧化程度高。植物启动防御系统以应对干旱胁迫下活性氧的毒害作用,研究表明多枝桤柳和四翅滨藜SOD活性在中度干旱水平下达到最大,多枝桤柳较对照相比增加了163.56%,较四翅滨藜有更大的增幅。在重度干旱水平下多枝桤柳和四翅滨藜POD活性都最大,多枝桤柳较对照增加了158.42%,其增幅较四翅滨藜更剧烈,表明多枝桤柳启动了更强的酶防御系统。

随着干旱程度增大,2种灌木的SOD酶活性在重度干旱处理下显著降低,可能是干旱胁迫下膜脂过氧化作用,积累H₂O₂,致使SOD酶活性减弱,而POD活性被H₂O₂诱导增强,将H₂O₂分解,避免H₂O₂与超氧阴离子反应生产强活性的OH⁻,帮助植物应对逆境下产生的活性氧损伤^[25-26]。SOD酶活性在重

度干旱处理下显著低于对照,也可能是重度干旱下植物氧化应激导致蛋白质氧化,致使酶活性丧失。汤东等^[24]研究也表明,随着干旱胁迫加剧,4种植物叶片抗氧化酶活性出现了不同程度的先增加后降低的变化趋势。

叶绿素含量在光合作用中发挥着重要作用,水分亏缺是叶绿素降解的重要因素。研究表明,2种植物的叶绿素以及类胡萝卜素含量在轻度干旱胁迫下有最大值,轻度干旱有利于2种灌木的光合色素积累,与席艳丽等^[2]对四翅滨藜以及张玉玉等^[27]对侧柏(*Platycladus orientalis*)的研究一致,原因可能是轻度干旱诱导植物保护系统开启,提高叶绿素含量以维持正常的光合作用,随着干旱程度增大叶绿素合成途径受到不可逆的损伤,因此,叶绿素含量降低。在轻度干旱下四翅滨藜色素含量增加,光合能力增强,而怪柳的光合能力持续降低。干旱条件抑制植物光合能力的因素是多方面的,干旱导致气孔关闭被认为是一个决定因素,而气孔导度又受植物内部与外界环境的相互作用控制。同时,干旱条件下光合酶活性、光合色素成分变化以及抗氧化防御平衡失调等都可能影响植物的光合作用^[23]。

相关性表明,2种灌木对于干旱环境的响应不同,四翅滨藜有46对显著相关的性状,多枝怪柳有97对显著相关的性状,主成分分析按照累积贡献率大于80%,将四翅滨藜的16个指标归为3类,而多枝怪柳归为2类,多枝怪柳在干旱胁迫下各性状之间的联系更加紧密。前人研究表明,容易受环境胁迫的物种,更容易改变性状,通过增强性状之间的补偿和权衡关系来适应干旱环境,使其性状间的相关性更多元化^[28-29]。多枝怪柳在干旱胁迫下各性状之间的联系更加紧密,而四翅滨藜是相对保守型物种,不易改变性状及其性状间的关系去适应干旱环境。

总之,在干旱条件下,四翅滨藜主要通过增加脯氨酸含量,降低质膜透性,减少丙二醛含量,保持相对稳定的水分利用效率,来应对干旱胁迫。多枝怪柳主要通过启动抗氧化酶活性机制以及增强叶片持水力以应对干旱环境。四翅滨藜较少受干旱胁迫影响,不易改变性状,较怪柳有更强的耐旱性。

参考文献(References):

- [1] Saleem M H, Ali S, Rehman M, et al. Jute: A potential candidate for phytoremediation of metals- A review[J]. *Plants*, 2020, 9(2): 258.
- [2] 席艳丽, 蔡进军, 刘统高, 等. 华北驼绒藜和四翅滨藜对干旱胁迫的生理反应[J]. *西北农业学报*, 2017, 26(5): 790-796. [Xi Yanli, Cai Jinjun, Liu Tonggao, et al. Physiological responses of *Ceratoides arborescens* and *Atriplex canescens* to drought stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2017, 26(5): 790-796.]
- [3] 徐梦琦, 高艳菊, 张志浩, 等. 干旱胁迫对疏叶骆驼刺幼苗生长和生理的影响[J]. *干旱区研究*, 2023, 40(2): 257-267. [Xu Mengqi, Gao Yanju, Zhang Zhihao, et al. Effects of drought stress on growth and physiology of *Alhagi sparsifolia* seedlings[J]. *Arid Zone Research*, 2023, 40(2): 257-267.]
- [4] 李嘉路, 郭米山, 高广磊, 等. 沙地樟子松菌根化幼苗对干旱胁迫的生理响应[J]. *干旱区研究*, 2021, 38(6): 1704-1712. [Li Jialuo, Guo Mishan, Gao Guanglei, et al. Physiological responses of mycorrhizal seedlings of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* to drought stress[J]. *Arid Zone Research*, 2021, 38(6): 1704-1712.]
- [5] Kaur K, Kaur N, Gupta A K, et al. Exploration of the antioxidative defense system to characterize chickpea genotypes showing differential response towards water deficit conditions[J]. *Plant Growth Regul*, 2013, 70(1): 49-60.
- [6] Hussain H A, Hussain S, Khallq A, et al. Chilling and drought stresses in crop plants: Implications, cross talk, and potential management opportunities[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 393.
- [7] Xu J Q, Jin J J, Zhao H, et al. Drought stress tolerance analysis of *Populus ussuriensis* clones with different ploidies[J]. *Journal of Forestry Research*, 2019, 30(4): 1267-1275.
- [8] 胡杨, 李钢铁, 李星, 等. 干旱胁迫对细穗怪柳幼苗生长和生理生化指标的影响[J]. *中国农业科技导报*, 2021, 23(6): 43-50. [Hu Yang, Li Gangtie, Li Xing, et al. Growth and physiological index of *Tamarix leptostachys* Bunge seedlings under soil drought stress[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2021, 23(6): 43-50.]
- [9] Benzarti M, Rejeb K B, Debez A. et al. Environmental and economical opportunities for the valorisation of the genus *Atriplex*: New insights[J]. *Plant Physiol and Biochemistry*, 2013, 42: 833-840.
- [10] Zhang Z K, Liu H, Liu X, et al. Organic fertilizer enhances rice growth in severe saline-alkali soil by increasing soil bacterial diversity[J]. *Soil Use Management*, 2021, 38(1): 964-977.
- [11] Guerrero-Cervantes M, Ramirez R G, Gonzalez-Rodriguez H. et al. Mineral content in range forages from North Mexico[J]. *Journal of Applied Animal Research*, 2012, 40(2): 102-107.
- [12] 尹林克. 中亚荒漠生态系统中的关键种——怪柳(*Tamarix* spp.) [J]. *干旱区研究*, 1995, 12(3): 43-47. [Yin Linke. *Tamarix* spp. — The keystone species of desert ecosystem[J]. *Arid Zone Research*, 1995, 12(3): 43-47.]
- [13] 刘雨桐, 贡路, 刘曾媛. 塔里木盆地南缘典型绿洲不同土壤类型土壤有机碳含量及矿化特征[J]. *干旱区资源与环境*, 2017, 31

- (2): 162–166. [Liu Yutong, Gong Lu, Liu Zengyuan. Organic carbon and carbon mineralization characteristics under different soil types in the southern edge of Tarim Basin[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2017, 31(2): 162–166.]
- [14] 代云豪, 管瑶, 刘孟琴, 等. 1990—2020年阿拉尔垦区生态环境质量动态监测与评价[J]. 水土保持通报, 2022, 42(2): 122–128. [Dai Yunhao, Guan Yao, Liu Mengqin, et al. Dynamic monitoring and evaluation of ecological environment quality in Alar Reclamation Area from 1990 to 2020[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2022, 42(2): 122–128.]
- [15] 李合生, 孙群. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000. [Li Hesheng, Sun Qun. Principles and Techniques of Plant Physiological and Biochemical Experiments[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.]
- [16] 蔡庆生. 植物生理学实验[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2013. [Cai Qingsheng. Plant Physiology Experiments[M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2013.]
- [17] 许志文, 张小全, 胡育玮, 等. 烤烟不同生长发育时期叶片保水力变化特征[J]. 中国烟草科学, 2018, 39(2): 17–24. [Xu Zhiwen, Zhang Xiaoquan, Hu Yuwei, et al. Characteristics of leaf water retention capacity in flue-cured tobacco at different growth stages[J]. Chinese Tobacco Science, 2018, 39(2): 17–24.]
- [18] Bian F Y, Wang Y K, Duan B. et al. Drought stress introduces growth, physiological traits and ecological stoichiometry changes in two contrasting *Cunninghamia lanceolata* cultivars planted in continuous-plantation soils[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 379.
- [19] 马梦茹, 王占林, 贺康宁, 等. 不同土壤含水量与光照对山杏和四翅滨藜光合作用的影响[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(22): 126–129. [Ma Mengru, Wang Zhanlin, He Kangning, et al. Effects of different soil water content and light on photosynthesis of *Prunus armeniaca* and *Atriplex canescens*[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2017, 45(22): 126–129.]
- [20] Pyankov V I, Kondratchuk A V, Shipley B. Leaf structure and specific leaf mass: The alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan[J]. New Phytologist, 1999, 143(1): 131–142.
- [21] 汤章城. 逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能的意义[J]. 植物生理学通讯, 1984(1): 15–21. [Tang Zhangcheng. Accumulation of plant proline under adversity and its possible significance [J]. Plant Physiology Journal, 1984(1): 15–21.]
- [22] Ashraf M, Foolad M R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59: 206–216.
- [23] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2009, 29(1): 185–212.
- [24] 汤东, 程平, 杨建军, 等. 天山北坡山前植物对干旱胁迫的生理响应[J]. 干旱区研究, 2021, 38(6): 1683–1694. [Tang Dong, Cheng Ping, Yang Jianjun, et al. Physiological responses of plants to drought stress in the Northern Piedmont, Tianshan Mountains [J]. Arid Zone Research, 2021, 38(6): 1683–1694.]
- [25] 刘慧, 张崇洋, 刘世亮, 等. 干旱胁迫对屋顶绿化植物小叶黄杨叶片抗氧化特性的影响[J]. 林业与环境科学, 2022, 38(3): 86–93. [Liu Hui, Zhang Chongyang, Liu Shiliang, et al. Effects of drought stress on antioxidant properties of roof greening plant *Buxu microphylla* leaves[J]. Forestry and Environmental Science, 2022, 38(3): 86–93.]
- [26] 苏志豪, 周晓兵, 姜小龙, 等. 不同土壤水分条件下沙生柽柳 (*Tamarix taklamakanensis*) 的生理生化特征及适应性[J]. 干旱区研究, 2021, 38(1): 198–206. [Su Zhihao, Zhou Xiaobing, Jiang Xiaolong, et al. Physiological and biochemical characteristics and adaptability of *Tamarix taklamakanensis* in different ecological habitats in the Tarim Basin[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(1): 198–206.]
- [27] 张玉玉, 王进鑫, 马戌, 等. 干旱后复水对侧柏幼苗叶绿素含量的影响[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2021, 41(5): 10–17. [Zhang Yuyu, Wang Jinxin, Ma Xu, et al. Effect of rewetting on chlorophyll content of *Platycladus orientalis* seedlings after drought[J]. Journal of Southwest Forestry University(Natural Sciences), 2021, 41(5): 10–17.]
- [28] 何芸雨, 郭水良, 王喆. 植物功能性状权衡关系的研究进展[J]. 植物生态学报, 2019, 43(12): 1021–1035. [He Yunyu, Guo Shuilian, Wang Zhe. Research progress of trade-off relationships of plant functional traits[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(12): 1021–1035.]
- [29] 周洁, 杨晓东, 王雅芸, 等. 梭梭和骆驼刺对干旱的适应策略差异[J]. 植物生态学报, 2022, 46(9): 1064–1076. [Zhou Jie, Yang Xiaodong, Wang Yayun, et al. Difference in adaptation strategy between *Haloxylon ammodendron* and *Alhagi sparsifolia* to drought [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(9): 1064–1076.]

Differences in the response to soil drought in *Atriplex canescens* and *Tamarix ramosissima*

HU Huanqiong^{1,2}, LI Li³, YU Jun^{2,4}, LIANG Hailian^{1,2}, LYU Ruiheng^{2,4}

(1. College of Life Sciences and Technology, Tarim University, Aral 843300, Xinjiang, China; 2. Key Laboratory of Conservation and Utilization of Biological Resources in Tarim Basin, Xinjiang Production and Construction Corps, Aral 843300, Xinjiang, China; 3. Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China; 4. College of Horticulture and Forestry, Tarim University, Aral 843300, Xinjiang, China)

Abstract: To construct shelter forests in arid areas, selecting plant species with strong stress tolerance and adaptability is key. By simulating a pot water control experiment with different drought gradients, the ecological adaptability of the introduced plant *Atriplex canescens* and the native plant *Tamarix ramosissima* willow to drought stress were compared. The results showed that (1) With an increase in drought degree, the water content in the *A. canescens* and *T. ramosissima* leaves reduced gradually, and the water retention capacity, proline content, and relative conductivity gradually increased. The soluble sugar and malondialdehyde contents of *A. canescens* and *T. ramosissima* were the maximum in mild and severe drought, respectively, and the increase rate was greater in *T. ramosissima*. (2) The POD activity of *A. canescens* and *T. ramosissima* increased gradually, and under severe drought, the percentage increase of *T. ramosissima* compared with the control was approximately three times that of *A. canescens*; SOD activity was greatest under moderate drought, and the percentage increase in *T. ramosissima* compared with the control was approximately five times that of *A. canescens*. The changes in the activity of both enzymes of *T. ramosissima* were greater than those of *A. canescens*. (3) The chlorophyll content of *A. canescens* and *T. ramosissima* were mildly dry > control > moderate drought > severe drought, the net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance, and intercellular carbon dioxide concentration of *T. ramosissima* gradually decreased, and mild drought slightly promoted chlorophyll and photosynthetic capacity of *A. canescens*. (4) The correlation and principal component analysis results indicated that the relationship between the *T. ramosissima* traits was closer under drought stress, and the relationship between traits and traits was difficult to change in *A. canescens*, which was relatively conservative. Conclusion: *A. canescens* is less affected by drought stress, and its drought adaptability is slightly stronger than that of *T. ramosissima*.

Keywords: *Atriplex canescens*; *Tamarix ramosissima*; physiological characteristics; drought adaptability